

УДК 598.11

ПРИНЦИПЫ ОЦЕНКИ ТЕРМОАДАПТАЦИОННЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ РЕПТИЛИЙ

© Н.А. Литвинов, Н.А. Четанов, С.В. Ганцук

Ключевые слова: индекс термоадаптации; абсолютный оптимум; рептилии; Волжский бассейн.

Предлагается использовать новые показатели термоадаптационных возможностей рептилий – индекс термоадаптации (It) и абсолютный оптимум температуры тела (АО). Эти показатели могут унифицировать термобиологические исследования и сделать данные разных герпетологов сопоставимыми. Приведены значения It и АО для 14 видов рептилий Волжского бассейна. Выявлены закономерности It и АО: умеренная положительность корреляция между АО и внешней температурой, отрицательная связь АО и It, сильная отрицательная корреляция между It и внешней температурой.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время изучение термоадаптаций рептилий привлекает внимание многих исследователей [1–16].

Цель настоящей работы – изучить температурные адаптации и температуру тела у рептилий Волжского бассейна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С разной степенью подробности в течение 2000–2012 гг. изучены температурные адаптации и температура тела 14 видов рептилий: пискливый геккончик *Alsophylax pipiens* (Pallas, 1814), круглоголовка-вертихвостка *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789), ушастая круглоголовка *P. mystaceus* (Pallas, 1776), ломкая веретеница *Anguis fragilis* (Linneus, 1758), разноцветная ящурка *Eremias arguta* (Pallas, 1773), прыткая ящерица *Lacerta agilis* (Linneus, 1758), живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787), песчаный удавчик *Eryx miliaris* (Pallas, 1773), узорчатый полоз *Elaphe diene* (Pallas, 1773), каспийский полоз (*Coluber caspius* Gmelin, 1779), обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linneus, 1758), водяной уж *N. tessellata* (Laurenti, 1768), обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), степная гадюка *V. renardi* (Christoph, 1861). Степная гадюка, населяющая острова Спасского архипелага на Волге в Татарстане и левобережные территории Ульяновской и Самарской областей, скорее всего, представлена здесь подвидом – гадюкой Башкирова *Vipera renardi bashkirovi*.

Для измерения внутренней и наружной температуры тела рептилий использовались термисторные датчики, подключенные к цифровому микроультиметру с предварительной градуировкой их показаний.

В качестве показателей степени термоадаптации мы предлагаем два параметра, характеризующие разные виды или популяции. Это индекс термоадаптации (It) и абсолютный температурный оптимум (АО) [4]. В качестве показателя внешней температуры использовали температуру субстрата (Тс). Отношение температуры тела к внешней температуре выражается через ин-

декс термоадаптации. Его высокое числовое значение говорит об «умении» животного быть теплее в относительно прохладных условиях, а значение, близкое к единице, – о способности быть холоднее в условиях высокой внешней температуры. У обыкновенной гадюки, обитающей в северной части Волжского бассейна, например, в Предуралья, значение индекса 1,34 и 1,35 у черной и светлой морф, соответственно. У прыткой ящерицы из Предуралья его значение равно 1,16. Этот вид в своей климатической зоне наиболее теплолюбив. В центральной части бассейна в Среднем Поволжье у прыткой ящерицы значение индекса 1,05. В южной части бассейна в Нижнем Поволжье у прыткой ящерицы индекс примерно такой же. У типичных обитателей песков – круглоголовки ушастой и вертихвостки – индексы, соответственно, 1,03 и 1,05.

Применение индекса дает возможность сравнения термоадаптационных способностей рептилий из разных климатических зон или же разных станций с различными микроклиматическими условиями внутри одной зоны.

Существует довольно нестабильный уровень температуры тела, достигаемый путем инсоляции. При его достижении у животного возникает потребность не допустить дальнейшего температурного подъема. Такую температуру мы называем «абсолютным температурным оптимумом» (АО). Его не сложно вычислить. Все полученные за время полевых работ температуры разбиваются на классы вариационного ряда. Каждому значению внешней температуры соответствует температура тела животного, находящегося в этих температурных условиях.

При относительно низкой температуре грунта температура тела в это время заметно выше ее и растет вместе с ростом внешней температуры, но после перехода через точку АО ее рост замедляется и начинает отставать от роста внешней температуры. Отметим, что между показателями абсолютного оптимума и индексом термоадаптации у всех видов и популяций рептилий Волжского бассейна выявлена отрицательная корреляция ($r = -0,47 \pm 0,06$), а между показателем абсолютного оптимума и температурой субстрата существует умеренная положительная связь ($r = 0,56 \pm 0,03$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таблица 1

Закономерности индекса термоадаптации и абсолютного оптимума температуры тела. Как указывалось выше, числовое значение It больше у рептилий, живущих в условиях высокой внешней температуры; соответственно, оно меньше у рептилий, обитающих при относительно низкой внешней температуре. Таким образом, наименьшее значение It у круглоголовков, разноцветной ящурки, прыткой ящерицы из Среднего и Нижнего Поволжья, каспийского и узорчатого полозов и степной гадюки Северного Прикаспия. Наибольшее значение – у пискливого геккончика во время ночной активности и «северных видов» – обыкновенной гадюки обоих цветных морф, степной гадюки с о. Спасский, сходной по своим температурным параметрам, а также по размерам и окраске с обыкновенной гадюкой, веретеницы и живородящей ящерицы.

Следовало бы ожидать, что у рептилий, адаптированных к высокой внешней летней температуре, населяющих Нижнее Поволжье, АО окажется выше, чем у рептилий Среднего Поволжья или Предуралья. Тем не менее, показатели абсолютного оптимума у рептилий Волжского бассейна не столь высоки (табл. 1). У рептилий с дневной активностью максимальное значение АО в $32,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ принадлежит обыкновенной гадюке из Среднего Поволжья (гадюке Никольского). Минимальное значение АО в $25,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ – у светлоокрашенной обыкновенной гадюки в Предуралье. У наиболее термофильных по другим показателям двух видов круглоголовков АО равен $30,7$ и $31,6\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Половая изменчивость. Анализ больших выборок выявляет половые отличия It . Например, они хорошо заметны у разноцветной ящурки. В течение всего периода активности с апреля по октябрь в Северном Прикаспии у самцов его значение равно $1,06 \pm 1,06$, у самок $0,99 \pm 0,02$ ($P < 0,05$; $t = 2,24$). У обыкновенного ужа в Предуралье у самцов It равен $1,28 \pm 0,02$, у самок – $1,23 \pm 0,03$ ($P < 0,05$; $t = 2,04$). Это означает, что самки ящурок, как и самки ужей, придерживаются несколько более теплого грунта, чем самцы. Половая изменчивость АО хорошо выражена у разноцветной ящурки: у самцов этот показатель равен $32,3\text{ }^{\circ}\text{C}$, у самок – $28,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($P < 0,01$; $t = 2,15$). Примерно такое же соотношение прослеживается и у обыкновенной светлоокрашенной гадюки: у самцов АО $27,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, у самок – $21,9\text{ }^{\circ}\text{C}$. У обыкновенного ужа из Предуралья самцы и самки по этому показателю практически не отличаются: соответственно, $26,3$ и $26,2\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Возрастная изменчивость. Возможно, правильное говорить о разнице в размерах, т. к. мелкие особи имеют относительно большую поверхность тела, чем крупные, т. е. обладают большей теплоотдачей, но при этом и большей скоростью нагрева. Таким образом, температура их тела более нестабильна в силу меньшей тепловой инерции. У разноцветной ящурки взрослые особи придерживаются более теплого субстрата ($31,4 \pm 0,61\text{ }^{\circ}\text{C}$), чем неполовозрелые ($28,9 \pm 1,64\text{ }^{\circ}\text{C}$). It для взрослых равен $1,03 \pm 0,02$, для неполовозрелых – $1,15 \pm 1,14$ ($P < 0,01$; $t = 2,12$).

Видимо, у всех исследованных рептилий неполовозрелые, как и просто мелкие, особи имеют меньшее значение АО. Это своеобразная «страховка» на случай перегрева. У круглоголовки-вертихвостки АО равен $30,7\text{ }^{\circ}\text{C}$, тогда как у крупной ушастой, занимающей те же станции, – $31,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($P < 0,05$; $t = 2,22$). У разноцветной

Показатели термоадаптации рептилий Волжского бассейна

Виды (<i>n</i>)	Абсолютный оптимум ($^{\circ}\text{C}$)	It	T_c ($^{\circ}\text{C}$)
Пискливый геккончик активный, днем в укрытиях	18,8 30,1	$1,26 \pm 0,04$ $1,10 \pm 0,02$	19,9 25,1
Круглоголовка-вертихвостка	30,7	$1,05 \pm 0,02$	$34,1 \pm 0,46$
Ушастая круглоголовка	31,6	$1,03 \pm 0,02$	$33,7 \pm 1,16$
Ломкая веретеница (Предуралье)	27,4	$1,16 \pm 0,03$	$22,5 \pm 0,71$
Разноцветная ящурка (Нижнее Поволжье)	30,1	$1,03 \pm 0,01$	$32,4 \pm 0,38$
Живородящая ящерица (Предуралье)	29,9	$1,26 \pm 0,02$	$23,6 \pm 0,45$
Прыткая ящерица (Предуралье)	32,1	$1,16 \pm 0,03$	$26,8 \pm 0,97$
Прыткая ящерица (Среднее Поволжье)	29,5	$1,05 \pm 0,02$	$31,1 \pm 0,84$
Прыткая ящерица (Нижнее Поволжье)	31,0	$1,14 \pm 0,02$	$27,6 \pm 0,49$
Песчаный удавчик ($n = 24$)	31,9	$1,10 \pm 0,02$	$26,6 \pm 0,94$
Каспийский полоз ($n = 11$)	29,1	$0,98 \pm 0,03$	$31,5 \pm 2,03$
Узорчатый полоз (Нижнее Поволжье) ($n = 35$)	29,9	$1,08 \pm 0,02$	$27,7 \pm 0,10$
Обыкновенный уж (Предуралье) ($n = 427$)	25,9	$1,21 \pm 0,01$	$23,5 \pm 0,27$
Обыкновенный уж (Среднее Поволжье) ($n = 89$)	30,4	$1,22 \pm 0,02$	$22,8 \pm 0,52$
Обыкновенный уж (Нижнее Поволжье) ($n = 149$)	28,1	$1,19 \pm 0,02$	$23,0 \pm 0,43$
Водяной уж (Среднее Поволжье) ($n = 119$)	27,0	$1,11 \pm 0,02$	$25,3 \pm 0,58$
Водяной уж (Нижнее Поволжье) ($n = 52$)	29,1	$1,14 \pm 0,02$	$22,1 \pm 0,53$
Обыкновенная гадюка (гадюка Никольского) (Среднее Поволжье) ($n = 53$)	32,2	$1,29 \pm 0,03$	$22,4 \pm 0,56$
Обыкновенная гадюка черной морфы (Предуралье) ($n = 140$)	29,6	$1,34 \pm 0,01$	$19,9 \pm 0,40$
Обыкновенная гадюка светлой морфы (Предуралье) ($n = 211$)	25,2	$1,35 \pm 0,01$	$23,1 \pm 0,49$
Степная гадюка (о. Спасский) ($n = 60$)	31,5	$1,49 \pm 0,05$	$20,1 \pm 0,60$
Степная гадюка (Среднее Поволжье) ($n = 65$)	29,0	$1,21 \pm 0,07$	$26,3 \pm 0,18$
Степная гадюка (Нижнее Поволжье) ($n = 415$)	29,6	$1,09 \pm 0,01$	$27,8 \pm 0,29$

ящурки АО взрослых составляет $30,6\text{ }^{\circ}\text{C}$, неполовозрелых – $28,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($P < 0,01$; $t = 2,16$). У прыткой ящерицы в Среднем Поволжье АО взрослых составляет $25,9\text{ }^{\circ}\text{C}$, у неполовозрелых – $24,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($P < 0,05$; $t = 2,03$).

Годовая изменчивость. Соответственно изменениям внешней температуры, значение It меняется по годам. Так, у круглоголовки-вертихвостки за шесть лет регистрации температуры минимальное значение индекса составило $0,96 \pm 0,02$ весной 2004 г., максимальное – $1,02 \pm 0,03$ весной 2005 г. У разноцветной ящурки с 2004 по 2012 гг. It изменялся в пределах от $0,94 \pm 0,03$ до $1,09 \pm 0,02$. У обыкновенной гадюки светлой морфы с 2003 по 2008 гг. минимальное значение было $1,24 \pm 0,04$, максимальное – $1,59 \pm 0,11$.

Абсолютный оптимум у рептилий изменчив по годам, хотя эти флуктуации обычно не превышают $2,0\text{--}2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Поскольку между внешней температурой есть положительная, хотя и умеренная связь, то изменчивость АО неизбежна. У круглоголовки-вертихвостки за шесть лет амплитуда колебания АО составила $2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, у разноцветной ящурки за пять лет – $2,1\text{ }^{\circ}\text{C}$, у обыкновенной гадюки светлой морфы за одиннадцать лет – $2,6\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Сезонная изменчивость. Значение It закономерно изменяется по сезонам. Между значением It и температурой субстрата (для всех видов Волжского бассейна) существует сильная отрицательная корреляция ($r = -0,87 \pm 0,03$). У разноцветной ящурки в апреле – первой половине мая It составляет $1,01 \pm 0,01$, в самое жаркое время в июле его значение закономерно наименьшее – $0,94 \pm 0,02$ и в сентябре – $1,04 \pm 0,01$. Все различия достоверны для 95 % уровня значимости.

Сезонная изменчивость АО характерна для всех изученных видов с дневной активностью. У обыкновенной гадюки светлой морфы минимальное значение АО отмечается в апреле ($23,0 \pm 0,76\text{ }^{\circ}\text{C}$), максимальное – в июле ($29,5 \pm 1,34\text{ }^{\circ}\text{C}$). У прыткой ящерицы из Нижнего Поволжья также максимум ($31,9 \pm 0,98\text{ }^{\circ}\text{C}$) приходится на конец июня – июль, минимум ($30,0 \pm 1,21\text{ }^{\circ}\text{C}$) – на апрель.

Динамика трех термоадаптационных показателей представлена на графике (рис. 1). Наиболее высокие значения АО у обыкновенной гадюки, как и у других рептилий в условиях высокой внешней температуры (июнь–июль). При этом рептилии обладают определенным «запасом прочности»: на графике значения АО намного превышают значения Tс при умеренной поло-

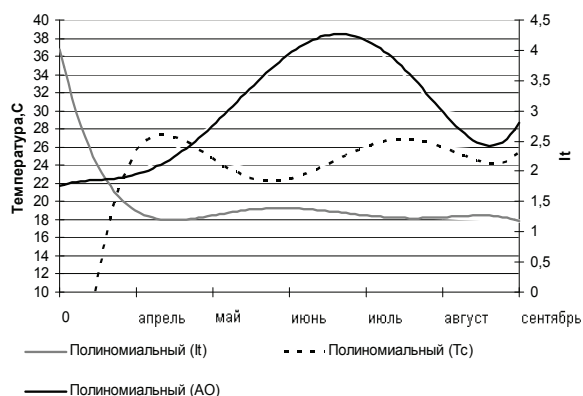


Рис. 1. Сезонная динамика термоадаптационных показателей у обыкновенной гадюки светлой морфы из Предуралья

Таким образом, диапазон It у всех изученных рептилий с дневной активностью составляет $0,98\text{--}1,49$. По этому показателю наиболее термофилен каспийский полоз, наименее – степная гадюка с о. Спасский в Татарстане. Абсолютный оптимум температуры тела наиболее высок у гадюки Никольского, минимален – у светлоокрашенной обыкновенной гадюки. Его диапазон: $25,2\text{--}32,2\text{ }^{\circ}\text{C}$. По этим показателям у некоторых рептилий хорошо выражены половые и возрастные различия. Годовая и сезонная изменчивость присуща всем видам. Считаем, что применение предложенных показателей в какой-то мере может унифицировать данные, получаемые другими герпетологами, и сможет найти применение в практике террариумистики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Коросов А.В. Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Тольятти, 2006. Вып. 9. С. 88-108.
2. Коросов А.В. Экология обыкновенной гадюки на Севере. Петрозаводск: Изд-во Петр. ун-та, 2008. 262 с.
3. Коросов А.В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) // Современная герпетология. Саратов, 2010. Т. 8. Вып. 2. С. 118-136.
4. Литвинов Н.А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 1. С. 1-13.
5. Литвинов Н.А., Ганицук С.В. Микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Вопросы герпетологии. М., 2008. С. 242-246.
6. Литвинов Н.А., Ганицук С.В. Термобиология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Reptilia, Serpentes) в Волжском бассейне // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11. № 1. С. 34-46.
7. Литвинов Н.А., Ганицук С.В. Термоадаптации рептилий Волжского бассейна // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. Т. 12. № 1. С. 133-137.
8. Литвинов Н.А., Ганицук С.В. О закономерностях температуры тела рептилий Волжского бассейна // Вопросы герпетологии. 2011. С. 149-153.
9. Руцкина И.М., Литвинов Н.А., Роцевская И.М., Роцевский М.П. Адаптация сердца к температуре у обыкновенного ужа (*Natrix natrix* L.), обыкновенной (*Vipera berus* L.) и степной (*Vipera renardi* Christoph) гадюк (Reptilia: Squamata: Serpentes) // Экология. 2009. № 5. С. 334-338.
10. Четанов Н.А., Литвинов Н.А., Бакиев А.Г. Возможности применения показателей вариации в исследовании термобиологии рептилий // Поволжский экологический журнал. 2009. № 3. С. 263-269.
11. Carretero M.A., Roig J.M., Llorente G.A. Variation in preferred body temperature in an oviparous population of *Lacerta (Zootoca) vivipara* // Herpet. J. 2005. V. 15. P. 51-55.
12. Ladyman M., Bradshaw D. The influence of dehydration on the thermal preferences of the western tiger snake, *Notechis scutatus* // J. Comp. Physiol. 2003. V. 173. P. 239-246.
13. Litvinov N., Bakiev A., Mebert K. Thermobiology and microclimate of the dice snake at its northern range limit in Russia // Mertensiella. 2011. V. 18. P. 330-335.
14. Litvinov N.A., Ganshchuk S.B. Environment and body temperatures of reptiles in Volga-Uralian region // Herpetologia Petropolitana. 2005. P. 233-236.
15. Robert R.A., Thompson M.B. Reconstructing Thermochron iButtons to reduce size and weight as a new technique in the study of small animal thermal biology // Herp. Review. 2003. V. 34. № 2. P. 130-132.
16. Rock I., Cree A., Andrews R.M. The effect of reproductive conditions on thermoregulation in a viviparous gecko from a cool climate // J. Therm. Biol. 2002. V. 27. № 1. P. 17-27.

БЛАГОДАРНОСТИ: Работа выполнена при поддержке ПСР/НИР-29.

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Litvinov N.A., Chetanov N.A., Ganshchuk S.V. PRINCIPLES OF EVALUATION OF THERMOADAPTATION ABILITIES OF REPTILES

In the article we propose to use the new indicators of the thermoadaptation abilities of reptiles – thermoadaptation index

(It) and the absolute body temperature optimum (AO). These indicators can unify thermobiological research and make the data obtained by different herpetologists comparable. The values of It and AO for 14 species of reptiles of the Volga Basin are shown. The regularities in It and AO are found: moderate positive corre-

lation between the AO and the outside temperature, the negative relation of AO and It, a strong negative correlation between it and the outside temperature.

Key words: thermoadaptation index; absolute optimum; reptiles; Volga Basin.

УДК 597.828

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА И ДЛИНЫ ТЕЛА ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ ПОПУЛЯЦИИ БРЯНСКОГО ЛЕСА

© С.М. Ляпков, Р.В. Волонцевич

Ключевые слова: внутривидовая изменчивость; половые различия; возрастной состав; длина тела; остромордая лягушка.

В результате многолетнего исследования длины тела и возрастного состава половозрелых особей остромордой лягушки популяции Брянского леса не было выявлено половых различий в величине изменчивости возраста. У обоих полов наблюдались как межгодовые, так и межгенерационные изменения длины тела. Длина тела в популяции Брянского леса изменяется согласно правилу Ренша: она более вариабельна у самок (характеризующихся в среднем меньшими размерами, чем самцы), и по мере увеличения среднегодовых значений половые различия ослабевают и становятся недостоверными.

ВВЕДЕНИЕ

Формирование половых размерных различий и внутривидовой изменчивости, связанное с ростом по достижении половой зрелости, представляет собой недостаточно полно исследованную проблему популяционной биологии бесхвостых амфибий. До настоящего времени остаются не выявленными как эволюционные факторы, так и онтогенетические механизмы этих изменений. Основной причиной размерного полового диморфизма общепринято считать различия в возрастном составе и более высокое значение среднего возраста особей более крупного пола. При этом приводят данные, согласно которым самки в среднем обычно крупнее самцов и старше них [12]. Однако предложенное объяснение не учитывает случаи несоответствия более крупных размеров данного пола большему возрасту, а также существование половых различий темпов роста.

Остромордая лягушка (*Rana arvalis*) – один из широкоареальных видов амфибий, у которого наиболее полно исследованы популяционная экология и особенности жизненного цикла. Но лишь сравнительно недавно было показано, что не только выраженность, но и направленность размерного полового диморфизма у этого вида подвержены географической изменчивости (обзор: см. [2, 11]). Вместе с тем результаты многолетнего исследования популяций центральной и северо-восточной частей ареала указывают на высокий уровень внутривидовой изменчивости возрастного состава и размеров половозрелых особей этого вида [1, 4]. В связи с этим задачами данной работы было: а) выявление межгодовой изменчивости и половых различий в возрастном составе и б) выявление половых различий средневозрастных и средних размеров у по-

ловозрелых особей одной популяции остромордой лягушки в более южной части ее ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Половозрелых особей остромордой лягушки отлавливали во время размножения в нерестовых водоемах или вблизи них в Брянской области (охранная зона заповедника «Брянский лес», вблизи дер. Чухрай, 52°27' N; 33°53' E) в период с 2001 по 2012 гг. У всех отловленных особей измеряли длину тела, позднее определяли возраст методом скелетохронологии. Для этого из середины диафиза голени изготавливали поперечные срезы, окрашенные гематоксилином Эрлиха. Далее определяли число зимовок, подсчитывая количество линий склеивания в ростовых слоях, которые исследовали на срезах с помощью светового микроскопа. Для определения числа резорбированных линий склеивания диаметр костномозговой полости на срезах сопоставляли с минимальным и максимальным значениями наружного диаметра срезов голени особей, недавно завершивших первую зимовку. По данным возраста и года отлова определяли год рождения каждой особи. Обработку данных проводили с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.). Более подробное описание применявшихся схем дисперсионного анализа дано в разделе «Результаты». Достоверность различий среднегодовых и среднегенерационных значений оценивали с помощью множественных сравнений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Половые различия в возрастном составе и длине тела. Относительно высокая доля особей размножается